УДК 573.7.017.5/6

В. Н. Песков

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТЕПЕНИ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ У ЖИВОТНЫХ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА И РАЗМЕРА

В сравнительно-морфологических исследованиях позвоночных животных степень развития любой части тела или органа животного обычно оценивается по абсолютным значениям соответствующих морфометрических признаков. Однако такой подход правомочен только при сравнении животных с одинаковыми или очень близкими размерами тела. В тех случаях, когда исследуемые животные заметно отличаются по общим размерам тела, обычно используют относительные величины или индексы. Индексы рассчитываются с помощью метода индексов, традиционно широко используемого в териологии в самых различных модификациях.

Так, при изучении степени развития той или иной части тела у животных различных возрастных групп часто рассчитываются показатели степени дефинитивности признаков. Для этого абсолютную величину признака i-той возрастной группы делят на величину данного признака у взрослых животных данного вида, выражая результат в долях или процентах (см., например, Козло, 1983; Фролов, 1981; и мн. др.). Однако чаще всего, особенно в систематике, с этой целью используется классический метод индексов, позволяющий выразить величину части (органа) в долях или процентах от величины общих размеров тела или наоборот, как это принято в герпетологии (Банников и др., 1977). Широкое распространение в популяционной экологии нашел метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), в основе которого лежит идея классического метода индексов.

Метод индексов, несмотря на свою непреходящую популярность, неоднократно подвергался достаточно острой и во многом справедливой критике (Терентьев, 1936; 1945; Бунак, 1937). При этом весьма примечательно, что по-разному подойдя к критическому анализу метода, оба автора в конечном итоге приходят к одному и тому же выводу о необходимости использования регрессионного анализа вместо классического метода индексов. С этим можно спорить или соглашаться, но нельзя не учитывать следующих важных обстоятельств.

Во-первых, результаты регрессионного анализа очень сильно зависят от качественного и количественного состава выборки. Поэтому данный метод, как и метод корреляционного анализа, позволяет получить весьма приблизительные (неустойчивые) усредненные представления о статистической зависимости, существующей между двумя и более признаками. Между тем, индекс всегда абсолютно конкретен и константен для данного животного независимо от того, в какой выборке оно исследуется.

Во-вторых, прогностическая ценность регрессионного анализа резко снижается за пределами $r<0{,}7$ (Терентьев, Ростова, 1977), а значит из анализа выпадает достаточно большое количество признаков, корреляция которых с общими размерами меньше указанного уровня.

Наконец, в-третьих, основной недостаток метода индексов, не отмечаемый другими авторами, состоит в непосредственном количественном сопоставлении часто качественно несопоставимых явлений.

Учитывая все вышесказанное, можно предложить следующую процедуру расчета относительных величин, где классический индекс будет использоваться лишь как промежуточный показатель соотношения величины частного — x_i и общего — X_i параметров. Суть данного преобразования заключается в приведении исходных значений признаков к некоторой единой для всех величине общих размеров сравниваемых объектов, например, длины или массы тела. Формула для расчета будет выглядеть

следующим образом: $\tilde{x}_i = (x_i/X_i) \cdot X_o$, где $\tilde{x}_i$ — новое значение признака x у i-го животного, приведенное к некоторой стандартной для всех исследуемых животных величине общих размеров — X_o; (x_i/X_i) — классический индекс. В качестве стандарта — X_o могут использоваться общие размеры любого исследуемого объекта или среднее значение общей величины объектов исследуемой выборки.

Поскольку переход от абсолютных к относительным значениям признаков в данном случае осуществляется посредством их приведения к некоторой стандартной для всей исследуемых объектов величине общих размеров, по-видимому, вполне корректно обозначить новые значения признаков термином «приведенные». Сам же метод можно назвать методом приведенных значений, дабы отличать его от классического метода индексов.

Здесь очень важно подчеркнуть, что описанная выше процедура расчета относительных (приведенных) значений признаков имеет под собой совершенно объективные основания. Как известно, животные одного рода, а тем более одного вида, очень близки по величине общих размеров тела или черепа. Это значит, что во многих случаях нетрудно подыскать пару или больше особей различного возраста или различной таксономической принадлежности, которые будут иметь одинаковые или очень близкие общие размеры тела или черепа. На этом фоне особенно отчетливо будут видны различия сравниваемых животных по степени развития у них одних и тех же признаков. Обратимся к конкретному примеру.

В табл. 1 (колонки 1 и 2) приведены значения семи краниологических признаков для двух черепов полевок: первый череп принадлежит узкочерепной (*Microtus gregalis*), второй — общественной (*M. socialis*) полевкам. При этом специально подобраны черепа с практически одинаковой кондилобазальной длиной. Эти данные отчетливо демонстрируют хорошо известные различия в пропорциях черепа между узким (*M. gregalis*) и широким (*M. socialis*) черепом (Башенина, 1977). Сравним эти данные со средневыборочными величинами этих же признаков, приведенными к KD=25 mm описанным выше методом (табл. 1, колонки 3 и 4). В обоих случаях налицо одна и та же тенденция. Здесь же (табл. 1, колонки 5 и 6) даны значения классических индексов, сравнивая которые, мы проходим к тому же результату. Однако совершенно очевидно, что как по форме представления и легкости интерпретации результата, так и в содержательном плане, метод приведенных значений заметно выигрывает по сравнению с классическим методом индексов.

Еще одно преимущество предлагаемого метода состоит в возможности более полного использования литературных данных для сравнительного анализа. Для этого лучше несколько изменить очередность расчетов по формуле: $\tilde{x}_i = (X_o/X_i) \cdot x_i$, где $X_o/X_i = k_i$ — некоторый коэффициент пропорциональности общих размеров i-го объекта и стандарта. На величину данного коэффициента (k_i) необходимо домножить средние значения и дисперсии признаков, взятых из литературы, приведя их тем самым к нужному для сравнения виду. Классический метод индексов позволяет использовать только средние значения признаков, остальные выборочные статистики пересчитать в этом случае невозможно, а значит невозможно проверить результаты сравнения на предмет их достоверности.

Таблица 1. Величина абсолютных (x), приведенных ($\tilde{x}$) и относительных (I) значений краниальных признаков *M. gregalis* и *M. socialis*

Признак	M. g.	M. s.	M. g.	M. s.	M. g.	M. s.
	x	x	$\tilde{x}$	$\tilde{x}$	I	I
Кондилобазальная длина черепа	24.900	24.800	25.000	25.000	—	—
Межглазничная ширина черепа	2.700	3.400	2.703	3.709	0,11	0,15
Максимальная ширина черепа	10.700	13.000	'10.481	13.163	0,42	0,53
Длина слухового барабана	7.400	8.600	7.281	8.669	0,29	0,35
Ширина слухового барабана	5.200	6.400	5.163	6.552	0,21	0,26
Полная длина верхнего ряда зубов	14.600	14.200	14.812	14.505	0,59	0,58
Длина рострального отверстия	4.800	4.500	4.700	4.566	0,19	0,18

Таблица 2. Средние значения морфометрических признаков трех видов лягушек, приведенные к стандартной длине тела 50 мм

Признак	*R. a.*	*R. t.*	*R. d.*
Длина головы (L. c.)	15.52	15.14	17.00
Ширина головы (L. t. c.)	15.44	14.85	15.41
Расстояние между ноздрями (D. r. o.)	4.25	4.29	4.32
Длина бедра (F)	23.71	24.40	27.26
Длина голени (T)	25.44	26.32	30.52
Длина первого пальца задней конечности (D. p.)	4.70	6.63	5.82
Длина пяточного бугра (C. int.)	2.88	2.56	2.47

Примечание: в качестве стандарта взята условная средняя длина тела для лягушек: R. a.— *Rana arvalis,* R. t.— *R. temporaria,* R. d.— *R. dalmatina.*

Кроме этого, использование метода приведенных величин позволяет избавиться от извечной дилеммы: что к чему относить — часть к общему, как это принято в териологии, или общее к части, как это делают герпетологи.

На примере сравнительного изучения пропорций тела трех видов бурых лягушек: обыкновенной *(Rana arvalis),* травяной *(R. temporaria)* и прыткой *(R. dalmatina)* посмотрим, как можно использовать метод приведенных значений в герпетологии. Для этих трех видов бурых лягушек также очень легко подобрать животных с одинаковой длиной тела, что еще раз свидетельствует в пользу правомерности использования метода приведенных значений при сравнительном исследовании пропорций тела животных.

Согласно данным табл. 2, при одинаковой длине тела остромордая лягушка обладает самым крупным пяточным бугром и самыми короткими бедром и голенью. Травяная лягушка имеет промежуточные значения указанных признаков, в то время как у прыткой лягушки, обладающей очень длинными задними конечностями, пяточный бугор самый мелкий. По-видимому, такие особенности пропорций задних конечностей отражают известную экологическую специфику сравниваемых видов лягушек. Так, по степени сухопутности эти виды располагаются в следующем порядке: остромордая, прыткая, травяная (Банников и др., 1977; Щербак, Щербань, 1980). Соответственно, по степени привязанности к воде и приспособленности к плаванию порядок расположения рассматриваемых видов лягушек будет обратным. В последнем случае в качестве дополнительного доказательства можно привлечь длину первого пальца задней конечности, убывание которой в ряду травяная — прыткая — остромордая свидетельствует об уменьшении в этом же направлении площади плавательной перепонки. По пропорциям головы остромордая и травяная лягушки практически не

Таблица 3. Средние значения краниологических признаков трех возрастных групп самок *M. arvalis*, приведенные к стандартному значению кондилобазальной длины черепа 25 мм

Признак	Степень зрелости черепа, %		
	1	59	100
Длина диастемы	7,27	7.57	7.88
Длина верхних коренных	6,67	6.10	5.71
Длина слуховых барабанов	7.27	7.36	7.10
Ширина слуховых барабанов	4.80	4.49	4.06
Максимальная ширина черепа	11.73	10.80	10.07
Наибольшая высота черепа	10.34	9.26	8.62
Межглазничная ширина черепа	4,54	3.80	3.14

Примечание: в данном случае за стандарт взята средняя величина кондилобазальной длины черепа взрослых *M. arvalis.*

отличаются друг от друга, в то время как прыткая лягушка имеет заметно более длинную голову и большее расстояние между ноздрями. В целом можно говорить о том, что пропорции тела прыткой лягушки наиболее специфичны по сравнению с таковыми остромордой и травяной.

Метод приведенных значений возможно использовать и при изучении возрастной изменчивости степени развития признаков у животных. В табл. 3 приведены данные по возрастной изменчивости степени развития семи краниальных признаков у самок обыкновенной полевки *(Microtus arvalis)*. Выводы, которые можно сделать на их основании о сужении, уплощении и удлинении черепа полевок с возрастом, полностью соответствуют традиционным представлениям о возрастной изменчивости пропорций черепа у Arvicolidae (Виноградов, 1921). Это говорит о корректности использования метода приведенных значений в подобного рода исследованиях.

В качестве общего заключения следует еще раз подчеркнуть, что идеология метода приведенных значений базируется на реальных явлениях и законах живой природы. Метод позволяет наиболее полно использовать литературные данные для сравнительного анализа и снять некоторые недостатки метода индексов. Приведенные значения признаков находятся в пределах исходной размерности признаков, поэтому более наглядны и легче интерпретируются. Статистическая природа приведенных величин аналогична таковой относительных значений признаков (индексов), отсюда ряд недостатков, характерных для классического метода индексов (см. Бунак, 1937; Терентьев, 1936; 1945) присущ и методу приведенных значений.

Банников А. Г., Даревский И. С., Щербак Н. Н., Ищенко В. Г. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР.— М. : Наука, 1977.— 415 с.
Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов.— М. : Наука, 1977.— 354 с.
Бунак В. В. Опыт типологии пропорций тела и стандартизация главных антропологических размеров // Уч. зап. Моск. ун-та.— 1937.— Вып. 10.— С. 7—102.
Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae // Изв. Петроград. обл. станции защиты раст.— 1921.— **3**.— С. 73—81.
Козло П. Г. Эколого-морфологический анализ популяций лося.— Минск : Наука и техника, 1983.— 215 с.
Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР.— 1968.— Вып. 58.— 388 с.
Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат.— К. : Наук. думка, 1980.— 268 с.
Терентьев П. В. Метод индексов в систематике // Изв. АН СССР.— 1936.— Вып. 6.— С. 1285—1290.
Терентьев П. В. Метод индексов и относительный рост Rana temporaria // Зоол. журн.— 1945.— **24**, вып. 3.— С. 175—181.
Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии.— Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1977.— 152 с.
Фролов Ю. П. Постэмбриональный рост органов у некоторых позвоночных и возможная причина старения // Изв. АН СССР. Сер. Биол.— 1981.— № 5.— С. 742—751.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)
Получено 10.01.91

ПОРІВНЯЛЬНЕ ВИВЧЕННЯ СТУПЕНЯ РОЗВИТКУ ОЗНАК У ТВАРИН РІЗНОГО ВІКУ ТА РОЗМІРУ. П е с к о в В. М.— Вестн. зоол., 1993, № 1.— Ступінь розвитку ознаки пропонується визначати за його відносною величиною: $\tilde{X}_i = (X_i/X_i) \times X_o$, де $\tilde{X}_i$ і X_i — відносне і абсолютне значення ознаки x у i-тої тварини, X_i і X_o — загальні розміри i-тої тварини і стандарту. За стандарт (X_o) може правити будь-яке індивідуальне або середнє значення загального розміру досліджуваних об'єктів. Пропонований метод порівнюється з методом індексів та регресивним аналізом. Наводяться приклади використання методу в герпетологічних та теріологічних дослідженнях.

A COMPARATIVE STUDY OF CHARACTERS DEVELOPMENT DEGREE IN ANIMALS OF DIFFERENT SIZE AND AGE. P e s k o v V. N.— Vestn. zool., 1993, N 1.— Degree of a morphological character development can be estimated on the base of relative value: $\tilde{X}_i = (X_i/X_i) \cdot X_o$, where $\tilde{X}_i$ and X_i — relative and absolute values of a character x in i-th individual; X_i and X_o — general size of i-th individual and standard. Any individual or mean value of a studied subject general size can be used as a standard (X_o). Proposed method is compared with index method and regression analysis, its application is exemlified by herpetological and theriological practice.